

University of Groningen

## Spatial and temporal characteristics of the fish lateral line detection

Curcic-Blake, Branislava

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2006

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Curcic-Blake, B. (2006). *Spatial and temporal characteristics of the fish lateral line detection*. s.n.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

# Samenvatting

Het onderwerp van het onderzoek beschreven in dit proefschrift betreft het zijlijnkanaalorgaan (CLLO). Dit orgaan is verspreid over de kop en de flank van vissen. De functie van het zijlijnkanaalorgaan bestaat uit het detecteren van watertrillingen dichtbij de vis, die worden veroorzaakt door andere zwemmende dieren zoals b.v. een prooi, een seksuele partner of een school vissen. Het belangrijkste onderwerp in dit proefschrift focust zich op a) de temporele eigenschappen van het CLLO, zoals tijdsvertraging en resolutie van detectie door het CLLO; b) de spatiële eigenschappen van het CLLO, zoals de informatie nodig voor positiebepaling van objecten (localisatie) en de spatiële resolutie van detectie door het CLLO.

Het zijlijnkanaalorgaan van de pos (*Gymnocephalus cernuus*) bevindt zich in een kanaal onder de huid en schubben van de vis. De functionele sensorische units van het zijlijnorgaan bestaan uit neuromasten, die zijn opgebouwd uit groepen mechanisch-gevoelige haarcellen. In dit promotieproject zijn de neuromasten in het supraorbitale kanaal ( $\varnothing < 1$  mm) van de pos onderzocht. De keuze voor de neuromasten in dit cephalo- zijlijnkanaalorgaan is gebaseerd op hun relatief grote afmetingen ( $\varnothing \sim 500 \mu\text{m}$ ) met navenant groot aantal haarcellen ( $\varnothing < 1$  mm). Neuromasten bestaan uit een cupula die de haarcellen bedekt en mechanisch aandrijft en daarmee ook de mechanische eigenschappen weerspiegelt van de mechanisch verbonden haarcellen. De vloeistof in het kanaal wordt aangedreven door het water rondom de vis via verbindingen in het kanaal.

**Hoofdstuk 2** beschrijft de experimentele proefopstelling en de werking van het Laser Interferometer Microscoop (LIM), dat gebruikt is als verplaatsingsdetector voor de metingen beschreven in de hoofdstukken 3 en 4. De LIM is gebaseerd op standaardtechnieken gebruikt in laser-interferometrie, maar is aangepast aan de specifieke eisen gesteld aan de verplaatsingsmetingen op nanometer-schaal, welke zijn uitgevoerd langs zowel de optische as als loodrecht daarop. De LIM kan namelijk worden gebruikt op twee verschillende manieren: de referentie-mode en de differentiële mode. De differentiële mode is geschikt voor het meten van snelheden of verplaatsingen van een object dat trilt in een vlak loodrecht op de optische as. In dat geval worden twee laserbundels met gelijke lineaire polarisatie en een optisch frequentieverschil van 400 kHz zo gericht dat ze in hun snijpunt op het te bemeten object interfereren. Het punt van interferentie wordt vervolgens afgebeeld op een

---

fotomultiplier, waarvan de uitgang dan een signaal oplevert dat zowel frequentie- als fasegedemoduleerd kan worden zodat tegelijkertijd de snelheid en verplaatsing van het object kan worden gedetecteerd. De referentiemodus is geschikt voor de meting van snelheid en de verplaatsing van een object dat trilt in een richting langs de optische as. Bij deze methode wordt slechts één laserbundel op het te bemeten object gericht, de tweede bundel, de referentiebundel, die daarmee een frequentieverschil van 400 kHz heft wordt direct op de fotomultiplier afgebeeld. De gereflecteerde en referentie-bundel interfereren dan op de fotomultiplier. In dit geval geven de uitgangen van de demodulator signalevenredig zijn zowel met de snelheid als met de verplaatsing van het object in de richting parallel aan de optische as. De LIM zoals gebruikt in de beschreven experimenten heeft een verplaatsingsnauwkeurigheid van ongeveer 1.5 nm en een snelheidsnauwkeurigheid van ongeveer 0.6  $\mu\text{m/s}$  (bij een signaal-ruisverhouding van 1).

De temporele eigenschappen van het zijlijnorgaan zijn beschreven in de Hoofdstukken 3 en 4. Impuls-responsies van de cupula in het cephalo-zijlijnkanaalorgaan zijn voor de eerste keer onderzocht en bemeten zoals beschreven in **Hoofdstuk 3**. In het algemeen leidt de werking van de kanaalvloeistofhydrodynamica in combinatie met de cupulaire dynamica tot een cupulaverplaatsing die evenredig is met de versnelling van het omringende water. Wanneer het kanaal is opengemaakt door de huid boven de te bemeten cupula te verwijderen en de stimulusbol naast de cupula in het kanaal is geplaatst, blijkt dat de cupula beweegt evenredig met de snelheid van het water rond de cupula. Een mechanische stimulus bestaande uit een stapverplaatsing van de bol leidt tot een stapverplaatsing van de vloeistof rond de cupula, wat overeenkomt met een vloeistofsnelheidsimpuls. De verplaatsingsresponsies van de cupula op dergelijke stimuli worden daarom aangeduid als impulsresponsies. Ze geven informatie over de tijdsvertraging en tijdsresolutie van een neuromast. De verplaatsingen van de cupula werden in dit geval gemeten in de differentiële mode van de LIM. De impulsresponsies van de cupula hebben de eigenschappen als die van een gedempte oscillator waarbij de beginfase van de response de verplaatsing van de omringende vloeistof direct volgt. De experimenteel bepaalde tijdsvertraging van deze fase was korter dan het oplossend vermogen van de meetmethode ( $< 0.1$  ms). De inertiaële vloeistofkrachten, die samenhangen met de hoge frequentieinhoud van een stap blijken verantwoordelijk te zijn voor deze instantane cupulaverplaatsing die dezelfde grootte heeft als de vloeistofverplaatsing. De cupula resonanceert gemiddeld op een frequentie van ongeveer  $f_r = 121 \pm 56$  Hz en met een kwaliteitsfactor  $Q = 1.8 \pm 0.5$ . Deze waarden zijn in goede overeenstemming met die gevonden met een controlemethode waarbij puur harmonische stimuli werden gebruikt in combinatie met het modelleren van de resultaten. Hierbij werd een gemiddelde resonantiefrequentie  $f_r = 128 \pm 60$  Hz en kwaliteitsfactor  $Q = 1.7 \pm 0.3$  van dezelfde cupulae geschat. De relaxatietijdconstante, de tijd voor een cupula om weer terug te komen in de evenwichtstoestand na een verplaatsingsstap, werd bepaald op  $4.4 \pm 2.7$  ms. De hoofdconclusie van dit hoofdstuk is dat de hydrodynamica van het perifere zijlijnorgaan geen beperkingen oplegt aan de tijdsresolutie en geen vertraging veroorzaakt

## Samenvatting

---

bij de beginfase waarmee een stapverplaatsing van het omringende water kan worden gedetecteerd.

De temporele eigenschappen van de cupulaire dynamica zijn verder onderzocht in **Hoofdstuk 4**. De invloed van de mechano-elektrische transductie van de haarcellen op de *timing* van de impulsresponsies werd bestudeerd door de responsies van de cupula te meten op een serie vloeistofverplaatsingsstappen met toenemende magnitude. De verplaatsing van de cupula wordt overgebracht op de haarbundels van de zintuighaarcellen. Buiging van deze sensorische organellen van de haarcel veroorzaakt het open- en dichtgaan van de mechano-elektrische transductiekanalen van de haarcellen, die daarmee ook de mechanische stijfheid van de haarbundels veranderen. Eerder onderzoek aan cupulaire verplaatsing, waarbij series van oplopende harmonische vloeistofverplaatsingen als stimulus werden gebruikt, hebben aan het licht gebracht dat de niet-lineaire mechanica van de cupula een niveau-afhankelijke verschuiving van de resonantiefrequentie veroorzaakt. De huidige metingen waren daarmee in goede overeenstemming met een totale frequentieverschuiving van  $12 \pm 6$  Hz, over het hele bereik van de stimulus-magnitudi. Verder is gedetailleerd de mate van beïnvloeding door de niet-lineariteiten op de *timing*-eigenschappen van het zijlijnorgaan onderzocht. De periode van de gedempte trillingen verandert binnen het fysiologisch bereik van de transductiekanalen met het toenemen van de stimulusmagnitude zodanig dat de periode eerst toeneemt en daarna weer afneemt. De totaal waargenomen verandering in de periode bedraagt ca. 1 ms bij een gemiddelde originele waarde van 8 ms. Deze verandering is relatief gering wanneer deze wordt vergeleken met de relaxatietijdsconstante van de cupula die eerder was geschat op ca. 4.5 ms. De variatie in de resonantiefrequentie van de cupula, veroorzaakt door de niet-lineariteiten, is dus klein in vergelijking met de natuurlijke variaties die kunnen optreden tussen vissen (ca. 60 Hz). Een belangrijke conclusie is daarom dat de niet-lineariteiten van het *gating*-mechanisme van de kanalen geen beperkingen oplegt aan de tijdsresolutie van detectie door het zijlijnorgaan.

De spatiële eigenschappen van het CLLO zijn onderzocht in **Hoofdstuk 5**. Uit eerder onderzoek was al bekend dat de informatie over de afstand van een trillende bron gerepresenteerd is in de drukgradient (excitatiepatroon), zoals die door een array van neuromasten in het zijlijnkanaal wordt gedetecteerd. Een gedetailleerde kwantitatieve beschrijving van deze excitatiepatronen, die een reconstructie van de bronlocatie mogelijk maakt, ontbrak echter vooralsnog. Om deze patronen langs een zijlijnkanaal kwantitatief te interpreteren, zodat een bronbepaling m.b.t. afstand en richting mogelijk is, zijn extracellulaire potentialen van een neuromast gemeten, waarbij de bronpositie langs het zijlijnkanaal experimenteel is gevarieerd. In Hoofdstuk 5 wordt aangetoond dat deze excitatiepatronen een karakteristieke vorm hebben, die in de kanaalrichting lineair schalen met de korste afstand,  $d$ , van zijlijnkanaal tot bron. De consequentie hiervan is dat de excitatiepatronen kunnen worden beschreven met een familie *wavelet* functies, met schaalfactor,  $d$ , samen met een verschuivingsfactor,  $b$ , die samenhangt met de positie van de bron langs het zijlijnkanaal. Op grond hiervan kan worden aangetoond dat de *wavelet*-

---

transformatie van het 1-D excitatiepatroon een 2-D reconstructie geeft van de positie en richting van de bron in een vlak door het zijlijnkanaal. Ook worden andere mogelijke algorithmen besproken die mogelijkterwijs kunnen worden gebruikt om plaats en trillingsrichting van een dipoolbron te decoderen uit het excitatiepatroon. De nauwkeurigheid waarmee de bronbepaling kan worden uitgevoerd en de reikwijdte waarbinnen dit mogelijk is werden ook bepaald. Het blijkt dat de lengte ( $L$ ) van een vis een limiet stelt aan de reikwijdte ( $L/\sqrt{2}$ ) van de bronbepaling. De nauwkeurigheid in de bepaling van de bronafstand wordt beperkt door de onderlinge neuromastafstand,  $D_n$ , en wordt gegeven door  $2D_n$ .